Adansonia, sér. 2, 7 (2) 1967.

QUELQUES GÉNÉRALITÉS SUR LES SPORES DE FOUGÈRES

par M.-L. Tardieu-Blot

Ayant étudié dans une série d'articles parus dans Pollen et Spores (**35-39**), les spores de 194 espèces de Fougères malgaches, appartenant à 80 genres et 24 familles, nous allons essayer ici de tirer de cette étude quelques notions générales

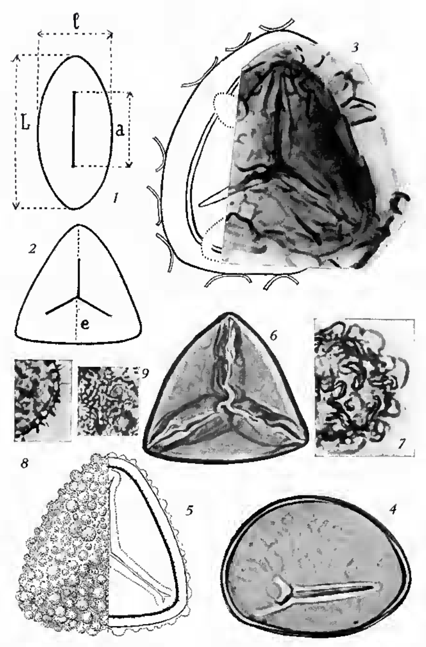
Au stade de notre connaissance les conclusions risquent peut-être d'être jugées prématurées, nous donnerons cependant quelques aperçus sur la valeur actuelle du critère palynologique en ce qui concerne les Filicinées.

Il faut remarquer que l'étude systématique des Ptéridophytes est particulièrement difficile. La position et la forme des spores et de l'indusie protectrice, autrefois bases de la classification, se sont révélées insuffisantes. Nous nous en rendons parfaitement compte en constatant que les familles de Fougères sont encore actuellement assez mal délimitées et envisagées de façons très différentes par les Ptéridologues actuels. Il est symptomatique, par exemple, que la diagnose d'une des plus grandes familles actuelles, les *Dryopteridaceae*, qui comprennent plus de 1 200 espèces, n'ait été donnée d'une façon un peu précise qu'en 1965 par Ching (**3**). Il n'existe, du reste, pas, dans le Code de la Nomenclature, de liste générale des « *Nomina Familiarum conservanda* » pour les Ptéridophytes, donnant le nom de l'auteur et le genre type. Cette liste a paru en 1961 pour les Phanérogames (Regnum vegetabile **23**, App. **11** : 187 (1961).

Il était donc normal que les Ptéridologues cherchent à cerner le problème en profondeur : l'étude cytologique (Miss Manton et son école), l'étude des écailles et poils (Holttum, Wagner, Tryon), du rachis et des ramifications de la tige (Holttum, Miss Tindale), du gamétophyte (Miss Arber, Nayar, Stokey), sont maintenant complétées par les données d'une discipline nouvelle : la palynologie. Si ses résultats sont encore insuffisants il faut cependant citer pour les Fougères, les travaux d'Erdtman (**5-9**), Selling (**25-28**), Knox (**11-13**), Harris (**10**), Nayar et les auteurs qui ont publié en même temps que lui (**17-24**), Skottsberg (**29**), Mrs Hires, Lugardon (**15-16**), Bolchovitina (**2**), Bobrov... qui, petit à petit apportent des descriptions et des tentatives de généralisation.

TERMINOLOGIE ET MÉTHODES :

Nous avons employé soit l'observation dans différents milieux de montage, avec ou sans action de la potasse ou de l'acide sulfurique, soit la méthode à l'acétolyse d'Erdtmann.



Pl. 1. — **1**, spore monolète, en vue proximale : *L*, longueur, *l*, largeur, *a*, laesura ; **2**, spore trilète ; *e*, exe équatoriel en vue polaire. — **3**, **Ochropteris pallene**J. Sm. ; **4**, **Didymochlaena truncatula** Sw. ; **5**, **Lygodium lanceolatum** Desv. ; **6**, **Odontosoria Melleri** (Hk.) C. Chr. ; **7**, **Phanerophlebia caryotidea** var. **micropteris** (Kze.) C. Chr. ; **8**, **Ctenitis cirrhosa** (Schum.) Ching ; **9**, **Polystichum maevaranense** Tard.

Pour simplifier la terminologie si compliquée et en ne citant que les aspects parfaitement visibles nous avons distingué dans les préparations de spores acétolysées 3 couches pour l'exine [1].

1° L'ectexine comprenant une partie ornementée et une partie structurée ou non, avec ou sans bacules.

2° La mésexine brunâtre.

3° L'endexine brillante, verdâtre.

De plus, dans certaines spores, existe une enveloppe externe ou périne, en forme de sac, lâche, ± nette, séparée de l'ectexine par une couche d'air.

Il faut remarquer que l'acélotyse semble, pour les spores, une méthode un peu brutale et que la déchirure de la périne est extrêmement fréquente. Ce défaut, peut, du reste, être utilisable car, par son éclatement, la périne se déplisse mettant à plat ses replis, rendant plus manifeste son ornementation et, d'autre part, laissant voir, à travers sa déchirure, l'exine mise à nu, (Pl. 3, fig. 1, *Lomariopsis Boivini*).

Dans d'autre cas l'exfoliation de la couche externe, la formation de sortes de copeaux semble être un caractère de certains genres. (Pl.1, fig. 3, *Ochropteris pallens*, exfoliation de l'ectexine).

L'étude des spores de Fougères est souvent rendue difficile par l'existence de cette périne dont l'ornementation propre et les replis se superposent à l'ornementation de l'exine ou masquent la læsura. Souvent la discrimination des différentes couches est extrêmement ardue. Chez les *Cyatheaceæ* il est difficile de dire si la couche externe, mince, qui s'exfolie ou se déchire, est une périne accolée. C'est ce qui explique aussi les points d'interrogation adjoints aux shémas de stratification de l'exine donnés par Erdtman pour certaines spores (7) Nous attendons avec intérêt le texte qui correspondra à ces belles figures.

Les récents travaux de Lugardon (15, 16), de Mme van Campo, Bronckers et Guinet (40), Stainier (30) montrent d'une part, l'intérêt des travaux à l'ultra microscope et, d'autre part, l'intérêt de poursuivre l'étude des différents aspects de l'exospore au cours de la vie entière de la spore.

Des lots de spores de *Blechnum spicant* ont été cultivés par lui sur milieu gélosé et des coupes sériées de spores ou de sporanges non ouverts ont été effectuées. D'autres spores, en outre, soumises à l'action du nitrate d'argent ou du permanganate de potassium, ont été étudiées au microscope électronique ce qui lui a permis d'excellentes photos à un grossissement de 4 000 à 16 000 fois, donnant la structure fine des parois sporales et éliminant les « reflets » et apparences des photos à l'échelle optique. Souhaitons que ces études se généralisent.

1. Une comparaison des terminologies usuelles ainsi que des tableaux de concordance de ces termes ont été donnés d'une part par Straka (31) d'autre part par Mme Van Campo, Bronckers et Guinet (40).

CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES SPORES DE FOUGÈRES MALGACHES

Tous les auteurs ont distingué 2 sortes de spores de Ptéridophytes.

1° Les spores bilatérales ou monolètes, à læsura longitudinale. (Pl. 1, fig. 1).

2° Les spores tétraédiques ou trilètes, à læsura triradiée (Pl. 1, fig. 2). Cette distinction a semblé si importante que certains auteurs, comme par exemple ALSTON, **(1)**, ont utilisé ce caractère comme 1re « entrée » pour leur classification générale des genres. Cependant, pour importante qu'elle soit, elle n'est pas absolue et nombreux sont les cas où deux sortes de spores se trouvent soit dans la même famille : par exemple chez les *Gleicheniaceæ* (les *Dicranopteris* ont des spores tétraédriques et les *Gleichenia* des spores bilatérales), soit dans le même genre *(Pteris, Lonchitis, Schizaea)*, ou même dans une même espèce : par exemple le *Gleichenia polypodioides* et le *Loxogramme lanceolata* montrent des spores tétraédriques et bilatérales à la fois.

La présence d'une læsura anormale, soit bifide comme chez *Didymochlæna* ou certains *Lomariopsis*, soit à tendance *triradiée* comme chez les *Marattiaceæ*, (*Didymochlæna truncatula*, Pl. 1, fig. 4) s'allie souvent comme chez *Marattia Boivini*, à la présence de spores anormales : elle est généralement un indice d'ancienneté. Ce caractère est parfois joint à un autre caractère d'ancienneté : la présence de spores restant accolées par 2, que nous retrouvons chez les *Gleicheniaceæ* et les *Schizaeaceæ*.

La læsura peut être mince ou au contraire épaisse, crassimarginée (Pl. 1, fig. 5, *Lygodium lanceolatum*), elle est parfois en zig-zag et peut porter une sorte d'aile plus ou moins sinueuse recouvrant plus ou moins la fente (*Grammitis kyibiliensis, Odontosoria Melleri*, Pl. 1, fig. 6); cette aile est fréquente chez les *Adiantaceæ*).

Les dimensions de la spore des Filicinées sont très variables. Pour HARRIS **(10)** « small » signifie entre 10-25 μ et « large » 50-100 μ; pour STRAKA de même **(31)**. En ce qui concerne les Fougères malgaches étudiées citons parmi les genres à petites spores les *Hymenophyllaceæ*, les *Marattiaceæ* (*Angiopteris*, e = 22-28 μ), les *Grammitidaceæ* (e = souvent 22-25 μ); *Trichomanes* (e = souvent 25-29 μ).

Parmi les spores de grandes dimensions au contraire citons : les *Polypodiaceæ* avec *Platycerium quadricholomum* (L = 63-76 μ), *Drymoglossum nipholoboides* (L = 68-84 μ); chez les *Schizaeaceæ*, les plus grandes parmi celles que nous ayons étudiées, L (ou e) dépassent souvent 100 μ (93-100 μ chez *Mohria caffrorum*, 93-115 μ chez *M. lepigera* var. *madagascarica*. e = 93-125 chez *Ceratopteris cornuta (Parkeriaceæ)*.

La présence de spores de tailles très différentes dans une même espèce n'a été trouvée par nous qu'une fois : chez *Gleichenia polypodioides*.

Le contour (amb) peut être très varié : citons seulement deux contours qui permettent assez facilement une détermination : celui, extrêmement aplati, des *Microgramma* ou des *Platycerium* (*P. Vassei* L = 44-54 μ,

e = 22-28 μ), celui, au contraire, presque circulaire, des *Ophioglossum* ou des *Cheilanthes*.

VALEUR DU CRITÈRE PALYNOLOGIQUE EN CE QUI CONCERNE LES PTÉRIDOPHYTES

Différents auteurs ont essayé de faire des clés générales menant à la détermination de spores. Sans être trop pessimiste, je dirai que ces clés me semblent insuffisantes lorsqu'il s'agit d'une étude d'ensemble d'une Flore ptéridologique.

Si Pentti Sorza arrive, avec les 35 espèces de Fenno Scandinavie **(14)** à un résultat qui semble possible, ses conclusions sont tout de même faussées du fait que, n'utilisant pas la nomenclature récente, il met certaines espèces dans une famille à laquelle elles n'appartiennent pas (je pense spécialement aux « *Dryopteris* »). Il dit, du reste, se servir du critère morphologique seul, sans s'occuper de la position systématique, ce qui reviendrait à avouer la faillite des « clés ».

Selling **(25-28)**, dans ses magistrales études sur les spores de Ptéridophytes d'Hawaï, ayant étudié la plupart des espèces actuelles, essaie aussi de donner une clé générale, mais il arrive finalement à des résultats où sont mis en parallèle une espèce et un genre et des unités taxonomiques d'importance non comparable. Il en est de même pour Harris **(10)** dans son livre, par ailleurs remarquable, sur les Spores de Ptéridophytes de Nouvelle-Zélande. Bref, tous arrivent à déterminer plutôt un certain nombre de *types de spores*, auxquels se rapportent des genres, ou même des espèces, parfois assez isolés, types dont nous essayerons plus loin de donner un aperçu.

En ce qui concerne les problèmes de phylogénie et d'évolution que faut-il attendre de la panylonogie?

Disons tout de suite que nous ne sommes pas tout à fait d'accord avec Nayar lorsqu'il pense, à propos des *Aspleniaceæ*, que l'évolution va dans le sens de la réduction de l'ornementation, de l'augmentation de la taille des spores, et de l'augmentation du nombre de replis de la périne. Il se base surtout sur la comparaison des spores d'*Asplenium* diploïdes et polyploïdes Il tempère ensuite son affirmation en disant que la taille des spores ne varie pas en rapport avec le « nombre chromosomique ». Dans ce genre *Asplenium*, remarquablement homogène, et dont Holttum pense que les espèces les plus primitives sont les plus divisées, nous n'avons pas trouvé de corrélation entre la dissection de la fronde et les caractères de la spore.

Par contre, nous avons vu que les familles les plus incontestablement anciennes comme les *Schizæaceæ*, les *Osmundaceæ*, les *Parkeriaceæ* ont de grosses spores, à ornementation compliquée.

Comme exemple de familles complexes où la variation de la spore suit à peu près les mêmes divisions que la systématique, citons les *Adiantaceæ:* aux 3 grandes sous-familles reconnues par Christensen : *Gymnogrammitidaceæ*, *Adianteæ*, *Cheilantheæ*, correspondent des spores différentes.

De même les spores des 2 familles que l'on a confondues très longtemps : les *Grammitidaceæ* et les *Polydiaceæ sens. strict.* donnent un excellent caractère distinctif, employé dans toutes les clés : les *Grammitidaceæ* ont de petites spores, tétraédriques, trilètes, sans périne, « subverruqueuses-alvéolées », les *Polypodiaceæ* des spores bilatérales, monolètes, de grandes dimensions. Par contre chez les *Schizaeaceæ*, famille isolée qui peut être considérée comme relique d'une flore continentale disparue, nous trouvons deux sortes de spores, bilatérales et tétraédriques, et une ornementation de l'exine variant des spores à exine ponctuée *(S. Wagneri, S. pectinata)* aux spores striées *(S. confusa).*

Parfois le caractère de la spore sert de « révélateur » des affinités assez peu apparentes d'un genre : par exemple les *Arthropteris (Davalliaceæ)* ont la même spore à périne lâche que les *Dryopteridaceæ.* Les *Actiniopteris* et les *Ochropteris*, dont la position systématique a été discutée, se rapprochent, par leur spore à cingulum, des *Pteridaceæ.*

PRINCIPAUX TYPES DE SPORES

A. - SPORES MUNIES DE PÉRINE.

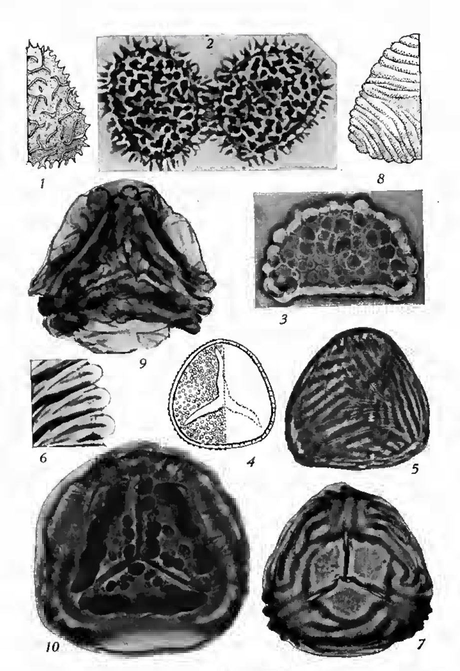
En règle générale nous n'employons le terme de périne que lorsque la couche externe est manifestement détachée et séparée par une couche d'air. ERDTMANN a proposé d'employer pour les descriptions le terme, plus vague, de « sculptine » lorsqu'il y a doute dans l'attribution de l'ornementation externe : souvent comme nous l'avons dit, la périne est difficilement distinguable, surtout lorsqu'elle est très fragmentée.

1° Spores munies d'une périne très lâche, formant des replis ± nombreux, en réseau ± serré, apparaissant en coupe équatoriale comme une aile continue ou discontinue *(Asplenium inæquilaterale*, Pl. 3, fig. 3) régulière ou non (« physoperiniferous spores » de PENTTI SORZA). Nous les décrivons comme cristées, lophées, lopho réticulées, etc...

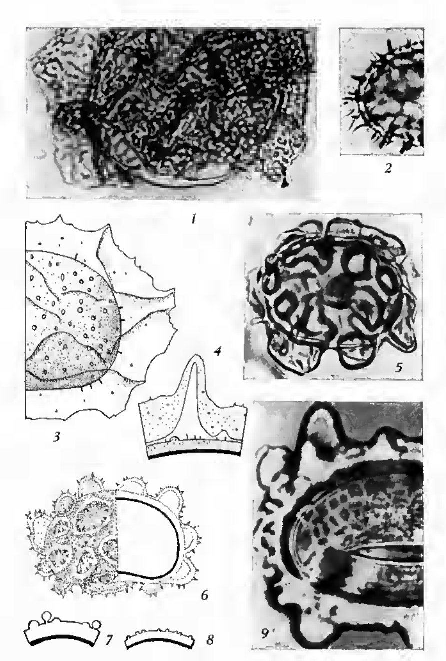
Cette périne lâche peut être lisse ou elle-même épaissie au bord, ou sculptée, spinuleuse, ou verruqueuse. Elles est caractéristique des *Aspleniaceæ*, *Dryopteridaceæ*, *Athyriaceæ*, et certaines *Aspidiaceæ.* Parmi ces dernières les *Polystichum* sont très souvent reconnaissables à leur périne très ornementée (épines, capilli, etc.); la périne épineuse peut même se superposer à l'ectexine elle-même finement épineuse (*Polystichum Coursii*, Pl. 3, fig. 6).

2° Si nous allons dans le sens de l'accolement progressif de la périne le type « en pavillon d'oreille » (type « lobé » de NAYAR et DEVI) est bien caractérisé par la présence de petits replis courts, ± concentriques, rapprochés, *(Phanerophlebia caryotidea*, Pl. 1, fig. 7).

L'accolement peut être encore plus grand : par exemple chez les *Blechnaceæ* et les *Lomariopsidaceæ.* A cet accolement partiel correspond souvent un aspect « réticulé » en surface de la spore, aspect fréquent chez les *Lomariopsidaceæ* (*Lomariopsis Boivinii*, Pl. 3, fig. 1); LUGARDON a étudié en profondeur, au microscope électronique, le *Blechnum spicant*



Pl. 2. — **1, Doryopteria Humbertii** Tard. ; **2, Ctenitia cirrhoee** (Schum.) Ching; **3, Micro-aorum Leandrianum** Tard.; **4, Xiphopteria ocaora** var. **micropecten** C. Chr.; **5, 6, Mohra lepigere** var. **madegaacarica** Tard. ; **7, Ceratopteris cornute** (Beauv.) Lepr. ; **8, Orthiopteria Henriettee** (Bak.) Cop.; **9, Pityrogramma Humbertii** C. Chr.; **10, Pterie catoptera** Kze.



Pl. 3. — **1, Lomariopsis Boivini** Holttum; **2, Tectaria puberula** (Desv.) C. Chr.; **3, 4, Asplenium inaequilaterale** Willd.; **5, Pseudotectaria crinigera** (C. Chr.) Tard.; **6, Polystichum Coursii** Tard.; **7, Grammitis Copelandii** Tard.; **8, [Xiphopteris myosuroides** (SW.) Klf.; **9, Drymoglossum nipholoboides** (Luerss.) Bak.

chez lequel il a décelé 3 feuillets dans la périne : le feuillet interne est plaqué contre l'exine. Les feuillets moyens délimitent une multitude d'alvéoles et se raccordent au feuillet périphérique par des « cloisons », d'où l'aspect doublement alvéolaire donné par l'étude optique. C'est le feuillet externe qui forme les replis.

Enfin, chez les *Cheilanthes*, la périne semble complètement accolée, très foncée, craquelée, souvent caduque entièrement à l'acétolyse; ce caractère, allié au contour circulaire, donne à leurs spores un aspect caractéristique.

La périne peut être découpée en processus épineux droits ou recourbés comme chez certains *Tectaria* (*Tectaria puberula*, Pl. 3, fig. 2) en protubérances mousses comme chez *Humata*, *Davallia*. Pour ces dernières on peut du reste hésiter sur la présence d'une périne.

B. — SPORES SANS PÉRINE.

1. — EXINE VERRUQUEUSE :

Nous pouvons distinguer différents types de sculpture verruqueuse :

A petites verrues rapprochées : structure « subverruqueuse aréolée » de NAYAR, caractéristique des *Grammitidaceæ* (*Xiphopteris oosora*, Pl. 2, fig. 4).

Les verrues peuvent être au contraire plus grosses, irrégulièrement espacées (*Grammitis Copelandi*, Pl. 3, fig. 7, *Xiphopteris mysuroides*, Pl. 3, fig. 8) ou très rapprochées (*Microsorium Leandrianum*, Pl. 2, fig. 3). Elles se transforment parfois en grosses épines mousses.

2. — EXINE SPINULEUSE.

Les Lonchitis, les *Hypolepis*, les *Ctenitis* (Pl. 2, fig. c. cirrhosa 2) nous montrent des spores épineuses, à petites épines, généralement droites, $\pm$ épaisses à la base.

3. — EXINE RUGULÉE.

Le cas est rare : le *Doryopteris Humbertii* (Pl. 2, fig. 1) paraît rugulé en surface, et présente, en coupe, des processus tronqués variés, ainsi que des verrues isolées.

4. — EXINE STRIÉE.

L'exine présente une ornementation formée de côtes surélevées, séparées par des sillons. Ce type de spores se rencontre surtout chez les *Schizæaceæ*, soit dans des spores bilatérales, soit dans des spores tétraédriques (*Mohra lepigera*, Pl. 2, fig. 5-6) et aussi chez les *Anemia*.

Chez les *Lygodium* et les *Anemia* 3 couches sont nettement visibles au-dessus de l'endexine : l'externe $\pm$ accolée (est-ce une périne?), parfois caduque et exfoliée chez les *Lygodium*, forme les côtes chez les *Anemia*, la moyenne a une structure rare, elle est vacuolaire, et une troisième couche non vacuolaire se trouve au-dessus de l'endexine qui possède une réfraction différente. L'interprétation est ici particulièrement difficile. Une famille monogénérique, aquatique, dont les Ptéridologues n'ont pas trouvé la place exacte, les *Parkeriaceæ* (*Ceratopteris cornuta*, Pl. 2,

fig. 7) présente aussi cette sorte très particulière de spores. Citons encore le cas curieux d'une *Dennstædtiaceæ*, l'*Orthiopteris Henriettæ* (Pl. 2, fig. 8), genre isolé dans sa famille au point de vue de l'ornementation des spores, qui sont striées.

D'une façon générale cette ornementation striée est un indice d'ancienneté.

5. — CINGULUM.

La spore des *Pteridaceæ* se reconnaît facilement par la présence d'un cingulum, sorte de bourrelet équatorial, très net de profil (*Pteris catoptera*, Pl. 2, fig. 10), continu ou épaissi par endroit, ou pouvant être interrompu au niveau de la læsura. La couche externe de ce cingulum s'exfolie souvent. La face proximale de ces spores présente souvent de très grosses verrues, absentes sur la face distale. Les *Pityrogramma* et les *Anogramma*, deux genres d'*Adiantaceæ*, présentent aussi ce type de spore. Chez *Pityrogramma Humbertii*, (Pl. 2, fig. 9) l'équateur porte deux gros bourrelets séparés par un sillon, visibles en coupe comme une aile équatoriale interrompue aux angles.

En conclusion, l'étude des pollens et des spores, si utile pour reconstituer l'évolution des flores et des climats, est rendue particulièrement importante, en ce qui concerne les Fougères, par l'abondance des spores dans certains sédiments. PENTTI SORZA **(14)** étudiant la Fennoscandinavie par exemple, dit « of the spore and pollen flora of the most ancient components of the late quaternary deposits more than half may consist of spores of *Polypodiaceæ* ».

Si une sorte de « défrichement » préliminaire par l'étude morphologique des spores acétolysées et par application des résultats à la détermination taxonomique semble actuellement parfois un peu décevante elle nous permet, cependant, de cerner de plus près le problème.

Lorsque nos études seront plus avancées nul doute que les auteurs ne trouvent un ou des caractères (qui ne sont pas forcément ceux choisis actuellement), spécifiques de groupes systématiques déterminés.

L'avenir est sûrement du côté des études permettant des colorations différentielles des membranes et du côté des études, malheureusement délicates et longues, à l'ultramicroscope.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ALSTON, A. H. G. — The subdivision of the *Polypodiaceae*. Taxon **5** : 23-25 (1956).
2. BOLCHOVITINA, N. A. — La morphologie des spores de la famille des *Schizaeaceae* et l'étude de cette famille dans les temps géologiques (en russe). Journ. Paléont. Acad. Sc. U.R.S.S. nº 1 : 121-131 (1959).
3. CHING, R. C. — *Dryopteridaceae*, a new fern family. Acta Phytotax. Sin. **10** : 1-5 (1965).
4. CRANE, F. W. — Spores studies in *Dryopteris* I, II, III. Am. Fern Journ. **43** : 159-169 (1953); **45** : 14-16 (1955); **46** : 127-30 (1958).
5. ERDTMAN, G. — An introduction to pollen analysis. Waltham Mass., 239 p. (1943).
6. — Pollen morphology and plant taxonomy, Svensk Bot. Tidskr. **41** : 104-114 (1947).

7. ERDTMAN, G. — Pollen and spore morphology and plant taxonomy. I. Angiosperms. Stockholm et Waltham, 539 p., 261 f. (1952). II. Gymnospermae, Pteridophyta. Bryophyta, Stockholm et New York, 265 fig. (1957).
8. — An introduction to scandinavian pollen flora Grana Palyn. **2** : 3-92 (1961).
9. — Sporoderm morphology and morphogenesis. Grana Palyn. **6** : 317 (1966).
10. HARRIS, W. F. — A. manual of the spores of New Zealand Pteridophyta. Welligton, 186 p. (1935).
11. KNOX, E. M. — The spores of the Pteridophyta with observations on microspores in coals of carboniferous age. Trans. Soc. Bot. Edinb. : 438-65 (1938).
12. — The spores of *Lycopodium, Phylloglossum, Selaginella* and *Isoetes* and their value in the study of microfossils of paleozoic age, Ibid., **35** : 209- 357 (1950).
13. — Spore morphotogy in British Ferns, Trans. Soc. Bot. Edinb. **35** : 437-49 (1951).
14. PENTTI SORZA. — Studies on the spore morphology of Fennoscandian fern spores Ann. Bot. Fenn. **1** : 179-201 (1964).
15. LUGARDON, B. Structure des parois de la spore de *Blechnum spicant* (L.) Roth. Pollen et Spores **7** : 409-428 (1965).
16. — Formation de l'exospore chez *Blechnum spicant* (L.) Roth. C.R. Acad. Sc. Paris **262** : 2029-31 (1961).
17. NAYAR, B. K. — Palnynology of modern Pteridophytes. Recent advances in Palynology : 101-141 (1964).
18. — and KAUR, S. — Spore morphology of some Indian members of the *Lomariopsidaceae*. Pollen et Spores **5** : 87-94 (1963).
19. — Contribution to the morphotogy of *Tectaria* : the spores, prothalle and juvéniles sporophytes. Bull. Torrey Bot. Club **9** : 95-105, 51 fig. (1964).
20. — and DEVI, S. — Spore morphology of some japanese *Aspidiaceae*. Pollen et Spores **5** : 353-372 (1963).
21. — Spore morphotogy of Indian ferns. I. *Aspidiaceae*, Grana Palyn. **5** : 80-120 (1964).
22. — Spore morphology of Indian ferns. 11. *Aspleniaceae* et *Blechnaceae*. Grana Patyn. **5** : 222-246 (1964).
23. — 111. Ibid. *Polydiaceae* : 342-393 (1964).
24. — IV. Ibid. : *Grammitidaceae*, Ibid. (1966).
25. SELLING, O. — Studies in Hawaïan pollen statistics. Bernice Bish. Mus. Special Public. **37** : 57 p. (1946).
26. — A new species of *Schizaea* from Melanesia and some connected problems. Sätryck Sv. Bot. Tids. **38** : 207-225 (1944).
27. — Studies in recent and fossil species of *Schizaea* with particular reference to their spore characters. Medd. Fr. Göteb. Bot. Trädg. **16** : (1944).
28. — Two new species of *Schizaea* and their affinities. Svensk Bot. Tid. **40** : 270-83 (1946).
29. STOTTSBERG, O. H. — Vascular plants from the Hawaian islands. 111. Pteridophytes collected during the Hawaian Bog Survey 1938. Meddel. Göteb. Bot. Tradg. **15** : (1942).
30. STAINIER. — Strucutre et infrastructure des parois sporales chez deux Selaginelles. La Cellule **65** : 221-44 (1965).
31. STRAKA, H. — Palynologia madagassica et mascarenica. Pollen et Spores **6** : 239-288 (1946).
32. TARDIEU-BLOT, M. L. — Marattiacées, Ophioglossacées, Hyménophyllacées, Cyathéacées in HUMBERT, Flore de Madagascar et des Comores. 129 p., 13 fig. (1951).
33. — Parkériacées, Gleicheniacées, Schizaeacées, Osmondacées, Marsiteacées, Salviniacées, Ibid., 28 p. 3, fig. (1951.)
34. — Polypodiacées I, Ibid., 391 p. (1958); II, 133 p. (1960).

35. — Sur les spores de *Lindsaeaceae* et *Dennstaedtiaceae* de Madagascar et des Mascareignes. Pollen et Spores **5** : 69-86 (1963).
36. — Sur les spores de *Pterideae* malgaches. Ibid. : 337-363 (1963).
37. — Sur les spores de *Davalliaceae* et *Vittariaceae* malgaches. Ibid. **6** : 537-554 (1964).
38. — Sur les spores d'*Adiantaceae, Aspleniaceae, Thelypteridacea* et *Athyriaceae* de Madagascar. Ibid. **7** : 319-338 (1965).
39. — Sur les spores de Fougères malgaches : Filicales (fin), Marattiales, Ophioglossades. Ibid. **8** : 75-120 (1966).
40. Van Campo, M. Bronckers, F. et Guinet, Ph. — Palynologie africaine. VI. Apports de la microscopie électronique à la connaissance des grains de pollen acétolysés. Bull. IFAN **27** : sér. A, n° 3 : 795-842 (1965).